УДК 911.2:591.9(210)

О. А. Михалевич, А. А. Петрусенко, С. В. Петрусенко

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА В ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ (НА ПРИМЕРЕ ЖУЖЕЛИЦ)

В настоящее время наблюдается значительное уменьшение количества работ, посвященных биогеографическому районированию отдельных территорий. Это, однако, не совсем оправдано. Решение ряда энтомо-географических задач, например, будет способствовать выявлению зон вредоносности для наиболее опасных видов, а также определению эффективности использования местных энтомофагов в борьбе с вредителями сельского хозяйства, установлению очагов трансмиссивных заболеваний и т. д.

Для оценки степени сходства флор и фаун отдельных биогеографических регионов применялись различные математические критерии. Жаккар (Jaccard, 1912) предложил коэффициент общности, который определялся как процент числа видов, общих для двух участков, от общего числа видов на них. Кох (Koch, 1957) для оценки общей степени сходства нескольких списков видов ввел индекс биотической дисперсии

$$\frac{100 \cdot (\tau - S)}{(n-1) \cdot S}, \qquad (1)$$

где $\tau = S_1 + S_2 + \ldots + S_n$, ($S_n$ — число видов в n списке), S — общее число отмеченных видов, n — число списков видов.

Как видно из этой формулы, при n=2 индекс биотической дисперсии Коха равен коэффициенту общности Жаккара. В настоящее время также широко используется коэффициент Чекановского — Серенсена (Czekanowski, 1913; Sørensen, 1948):

$$\frac{2c}{a+b} \cdot 100, \qquad (2)$$

где a и b — числа видов на двух участках (регионах), c — число видов общих для этих участков. Данный коэффициент выражает процентное отношение числа видов, общих для двух участков, к среднему числу видов на одном из них. Для объединения регионов в более крупные биогеографические единицы Серенсен взял произвольный критерий (50%); иначе говоря, предложил объединять только регионы, общность видов между которыми не меньше 50%.

В одной из последних попыток энтомо-географического районирования Крыма (Петрусенко, 1975), был применен коэффициент общности удельного обилия, который определялся как сумма наименьших удельных обилий (O_{min}) всех зоогеографических групп в попарно сравниваемых районах. Расчеты производились по формуле

$$K_O = \Sigma\, O_{min}. \qquad (3)$$

Этот коэффициент был предложен Б. А. Вайнштейном (1965) для биогеоценологических исследований. Под удельным обилием подразумевается процент числа видов какой-либо зоогеографической группы, которые были отмечены в каждом из регионов.

Существуют и другие показатели степени сходства, но все они не нашли широкого применения. Существенным недостатком приведенных выше критериев (формулы 1—3) является адансоновский подход к оценке самих видов, которые являются как бы признаком определенных биогеографических регионов. Все виды при оценке степени флористического и фаунистического сходства регионов считаются равноправными. По нашему мнению, это не оправдано.

Предположим, что на каких-либо двух территориях обитают два вида, из них А — очень обычен, т. е. широко распространен, Б — весьма редок. Видимо, совпадению списков по этим двум видам нельзя придавать одинаковое значение. Чем реже встречается вид, тем лучше он может характеризовать регион. Идеальным будет случай, когда вид встречается только в одном регионе. Чем банальнее вид, тем меньше он будет характеризовать любой из регионов, и здесь предельным будет случай, когда вид имеет космополитное распространение. Следовательно, если в двух регионах обитает редкий вид, то этому совпадению мы должны придавать бо́льшее значение, чем при обитании там вида обычного. Если же в пределах двух регионов обитает целая группа редких видов, то вывод о бо́льшом биогеографическом сходстве этих территорий будет еще более убедительным.

Математическая сторона предлагаемого способа оценки степени сходства биогеографических регионов разработана Е. С. Смирновым (1969) для целей таксономического анализа. Этот способ позволяет оценить не только присутствие некоторых видов на изучаемых территориях (как это делается всеми предыдущими методами), но и отсутствие их. Данный подход важен потому, что в биогеографии отсутствию вида на какой-либо территории должно придаваться не меньшее значение, чем его присутствию. Наличие вида в данном регионе будем считать положительным признаком, а его отсутствие — отрицательным.

В окончательном начертании формула биогеографического отношения будет иметь вид

$$t_{xy} = \frac{S}{n} \cdot \sum_{f} \left(\frac{1}{\beta_i}\right) - 1, \tag{4}$$

где t_{xy} — биогеографические отношения между регионами «x» и «y» по исследуемым организмам, S — число сравниваемых регионов, n — общее число видов в списках, β_i — частота встречаемости «i»-го признака (положительного и отрицательного) в регионах сравниваемой группы регионов «1» учитывает случаи несовпадения видовых составов.

Эта формула позволяет, кроме того, оценить биогеографическую оригинальность отдельного региона, если при этом учитывать признаки только его одного. В этом случае данная формула приобретает вид

$$t_{xx} = \frac{S}{n} \cdot \sum_{f} \left(\frac{1}{\beta_i}\right) - 1. \tag{5}$$

Энтомо-географическое районирование Крыма нами было проведено на основании изучения жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) — одного из наиболее хорошо изученных семейств насекомых, представленных на территории полуострова примерно 500 видами. В расчет нами взято 395 видов, поскольку остальные в Крыму распространены повсеместно и не могут служить отличительными признаками между отдельными районами. Ввиду того, что распространение жужелиц в Крыму и отдельных его регионах исследовано уже достаточно полно (Петрусенко, 1966, 1967, 1968, 1972; Мальцев и др., 1971 и т. д.), мы ограничимся

лишь общими замечаниями с внесением ряда изменений и новых обобщений к прежнему районированию (Петрусенко, 1975).

Согласно различным источникам, в Крыму выделены следующие естественно-географические районы: Присивашье, Тарханкутский полуостров, Центральная равнинная часть, Керченский полуостров, Яйла и Южный берег. Каждому из них свойственный определенный комплекс карабидофауны. Биогеографические отношения этих комплексов, рассчитанные по формулам 4—5, приведены в таблице. Для удобства начертаний цифровые показатели помножены на 100.

Биогеографические отношения карабидофауны естественно-географических районов Крыма

Район	Керченский п-ов	Центральная равнинная часть	Присивашье	Тарханкутский п-ов	Предгорье	Горно-лесной пояс	Яйла	Южный берег
Керченский п-ов	96,02	11,93	5,97	—9,30	—12,43	—26,69	—45.41	—17,09
Центральная равнинная часть	11,93	91,43	10,57	—3,93	—18,21	—31,71	—35,70	—24,38
Присивашье	5,97	10,57	99,75	7,93	—33,44	—37,76	—25,63	—27,39
Тарханкутский п-ов	—9,30	—3,93	7,93	70,18	—31,16	—27,15	3,64	—10,21
Предгорье	—12,43	—18,21	—33,44	—31,16	116,05	15,74	—28,31	—8,24
Горно-лесной пояс	—26,69	—31,71	—37,76	—27,15	15,74	117,02	5,27	—11,72
Яйла	—45,41	—35,70	—25,63	3,64	—28,31	5,27	135,84	—9,70
Южный берег	—17,09	—24,38	—27,39	—10,21	—8,24	—11,72	—9,70	108,73

На основании произведенных расчетов, биогеографические районы Крыма, имеющие только положительные связи, сведены в следующие группы: равнинную (I), горную (II), промежуточную (III) и южнобережную (IV). Теперь рассмотрим эти группы (с учетом, конечно, и отрицательных связей).

I. Равнинную группу составляют Керченский полуостров, Центральная равнинная часть и Присивашье. От других районов Крыма они отличаются ксероморфностью условий обитания, отсутствием массивов древесно-кустарниковой растительности, луговых сообществ, но сильным развитием степных и галофитных биотопов. Здесь полностью отсутствуют трансголарктические и транспалеарктические бореальные, а также лесные крымско-кавказские элементы карабидофауны. По этой же причине относительно малочисленны европейско-сибирские (западнопалеарктические бореальные), европейско-средиземноморские и общеевропейские элементы. В то же время в этих районах отмечено наибольшее число древнесредиземноморских жужелиц и значительное число среднеазиатских, связанных со степными и галофитными участками. Имеются также эндемики и субэндемики (*Dyschirius caspius* Putz., *D. ponticus* Lutschn., *Bembidion pseudepaphius* Rtt.).

II. К горной группе регионов принадлежат Предгорье, Горно лесной пояс и Яйла. По характеру положительных связей данных регионов в этой группе можно выделить 4 подгруппы (IIа—г).

IIа. Горно-лесной пояс и Яйла. С одной стороны, эти регионы связаны наличием общих представителей крымско-кавказских (*Leistus caucasicus* Chd.) и эндемичных (*Bembidion iphigenia* Net., *Pseudaphaenops tauricus* Winkl., *P. jakobsoni* Plig.) элементов, а с другой — отсутствием причерноморских субэндемиков и палеотропических элементов. В первом случае это определяется произрастанием широколиственных лесов, изолированных от лесных массивов равнинной Украины, а во втором — отсутствием ксероморфных степных участков. Весьма большое значение имеет и близкое соседство этих районов.

IIб. Предгорье, Горно-лесной пояс и Яйла. Их объединяет высокое обилие луговых и лугово-степных экологических элементов, которые на Яйле концентрируются на участках луговых степей, а в остальных двух районах — в долинах рек, на остепненных склонах, лесных полянах и опушках. Вместе с Южным берегом только этим трем районам свойственно присутствие бореальных элементов транспалеарктического и крымско-кавказских элементов средиземноморского комплексов; многочисленность западнопалеарктических полизональных и доминирование общеевропейских элементов. Здесь, однако, отсутствуют украинские степные субэндемики. На Яйле, по сравнению с Предгорьем, отмечено сравнительно небольшое количество степных экологических элементов с широкими ареалами, но сохраняются виды, исчезающие в Равнинной части (*Carabus bosphoranus* F.-W., *C. bessarabicus* F.-W., *Licinus silphoides* Rossi, *Ophonus cordatus* Duft., *O. subquadratus* Dej.). Ввиду сильного дренирования почвенных вод здесь, несмотря на высокую влажность и низкую среднесуточную температуру воздуха, почти полностью отсутствуют болотные, литоральные и прочие гигрофилы.

IIв. Горно-лесной пояс и Предгорье. Данные районы связывает присутствие общих среднеевропейских, большое количество трансголарктических и транспалеарктических полизональных, а также доминирование западнопалеарктических полизональных, европейско-сибирских и общеевропейских элементов. Объясняется это прежде всего тем, что именно данным районам характерна наибольшая в Крыму мезоморфность почвенно-растительных условий. Здесь хорошо сохраняются такие редкие и исчезающие лесные виды, как *Calosoma sycophanta* L., *Carabus gyllenhali* F.-W., *C. tauricus* Bon., *Odontonyx sturmi* Duft., *Ophonus punctatulus* Duft.

IIг. Наиболее своеобразным из всех районов Крыма оказалась Яйла, которая по составу карабидофауны почти вдвое оригинальнее Тарханкутского полуострова (193,56%). Именно на Яйле зарегистрировано наименьшее количество видов (112). Прежде всего, это связано с отсутствием многих луговых мезофилов и почти всех гигрофилов вследствие отмеченного выше сильного дренирования грунтовых вод и каменистости материнской породы. Кроме того, изоляция лесными массивами лугово-степных сообществ Яйлы (особенно Бабугана, Ай-Петринской и Никитской яйл) от степей Равнинной части обуславливает отсутствие многих степных зоогеографических и экологических элементов (Мальцев и др., 1971). Последнее обстоятельство определило существование только здесь ряда крымских эндемиков (*Trechus jailensis* Winkl., *Laemostenus jailensis* Breit, *L. schirmeri* Chd., *Ophonus jailensis* Schaub.).

III. Промежуточную группу составляют Тарханкутский полуостров и Предгорье. Первый из них обладает положительными связями с Присивашьем (t=7,93) и Яйлой (t=3,64). Что же касается второго района, то он, как уже отмечалось, хотя и имеет значительную положительную связь (см. подгруппу IIв) с Горно-лесным поясом (t=15,74), но довольно резко (см. подгруппу IIб) отличается от Яйлы (t=—28,31).

С Присивашьем и другими районами Равнинного Крыма Тарханкутский полуостров объединяет отсутствие транспалеарктических бореальных, крымско-кавказских и наличие незначительного количества европейско-сибирских и европейско-средиземноморских элементов. Сходство районов определяется также распространением общих древнесредиземноморских и палеотропических элементов, а также причерноморских субэндемиков (*Bembidion guttulatum* Chd., *Amara nigriventris* Lutschn., *Harpalus amator* Rtt.). В экотопическом отношении эти районы близки по доминированию степных экологических элементов. С Присивашьем Тарханкутский полуостров связывает также минимальное количество транспалеарктических неморальных, уменьшение числа транспалеарктических полизональных и отсутствие среднеевропейских зоогеографических элементов.

Определенное сходство наблюдается между Тарханкутским полуостровом и Яйлой. Оно заключается в уменьшении числа трансголарктических и транспалеарктических полизональных, европейскосибирских, европейско-средиземноморских и отсутствии среднеевропейских жужелиц. Небольшим количеством в этих районах представлены северно-средиземноморские и восточностепные зоогеографические элементы. Это вызвано отсутствием лесных массивов и, как уже отмечалось, каменистостью материнской породы.

IV. Данная группа представлена единственным регионом — Южным берегом Крыма, который ввиду отсутствия положительных связей по карабидофауне с другими районами оказался весьма обособленным. Прежде всего это обусловлено биогеографическим положением района. Являясь частью Восточной провинции Средиземноморской подобласти области Древнего Средиземья, Южный берег Крыма обладает теплым и относительно влажным климатом, отсутствием настоящих степных участков и сильным развитием петрофитных биотопов и ксерофитных кустарниковых сообществ (шибляков и др.) на месте вырубленных лесов. Нет здесь галофитных и псаммофитных участков. Сильно, однако, развита сеть горных рек и ручьев (особенно на запад от Алушты), вдоль которых сохраняются местами участки дубово-буково-грабовых и средиземноморского типа жестколистных лесов.

По указанным причинам на Южном берегу не обнаружены обитатели луговых, разнотравно-типчаково-ковыльных и типчаково-ковыльных степей, псаммофитных и галофитных биотопов. Ввиду отсутствия пещер не встречаются эндемики-троглобионты, свойственные Горно-лесному поясу. По сравнению с Предгорьем и Горно-лесной частью резко уменьшается количество лесных экологических форм. В зоогеографическом аспекте это обуславливает полное отсутствие трансголарктических бореальных, средиземноморско-понтийских элементов, причерноморских степных субэндемиков, среднеазиатских гало- и псаммофилов.

Обращает на себя внимание относительно небольшое количество элементов средиземноморского комплекса (71 из 131 видов) средиземноморских жужелиц, зарегистрированных в Крыму. Это либо ксеропетрофилы (*Pterostichus advena* Quens., *Ditomus clypeatus* Rossi, *D. obscurus* Dej., *Carterus dama* Rossi, *Sabienus tricuspidatus* F.), либо пресноводно-литоральные гигропетрофилы (*Bembidion dalmatinum* Dej., *B. atlanticum* Woll., *B. siculum* Dej.). С затененными ручьями связаны и транспалеарктические бореальные (*Carabus granulatus* L.), а с лесными участками — транспалеарктические неморальные (*Carabus cancellatus* Ill., *Licinus depressus* Pk., *Pterostichus melanarius* Ill.) и найденный только в данном районе европейский горный (*Amara sabulosa* Serv.) элементы.

Приведенные обстоятельства и определяют резкое отличие карабидофауны Южного берега от других районов Крыма, выразившееся в виде отрицательных связей с ними (см. таблицу).

Обсуждение результатов

Резюмируя изложенное выше отметим, что существующие принципы зоогеографического районирования определенных территорий не всегда достаточно полно отражают особенности распространения животных. Наглядным примером этому служат энтомогеографические работы, в частности по жужелицам Крыма (Петрусенко, 1975). На основании учета только положительных признаков был сделан вывод о весьма близком сходстве (не менее 70%) карабидофауны всех естественно-географических районов Крыма, даже таких, как Присивашье и Южный берег. Высказано было предположение о малой индивидуальности Яйлы и даже такого района, как Южный берег — единственного на Украине средиземноморского участка.

Проведенный выше учет отрицательных признаков (вместе с положительными) позволил проследить не только сходство, но и весьма существенные различия между отдельными районами по составу карабидофауны в каждом из них. Прежнее энтомогеографическое районирование исследуемой территории подтвердилось только частично. Это касается вывода о сходстве равнинных районов (кроме Тарханкутского полуострова) между собой и их отличий от горных районов. Подтвердилась близость Горно-лесного пояса с Предгорьем и Яйлой.

Вместе с тем, обнаружились некоторые весьма существенные расхождения с прежним районированием. Тарханкутский полуостров, например, исключен из равнинной группы регионов. Вследствие положительных связей с Присивашьем и Яйлой и отрицательных с остальными районами, он занял промежуточное положение, явившись сам по себе наименее оригинальным среди всех районов (70,18%). Наиболее оригинальным (а не малоиндивидуальным) районом оказалась Яйла (135,84%). Вместо ранее указанного сходства, у Южного берега оказались значительные различия с прочими районами Крыма; ни с одним из них он не образует положительных связей.

Таким образом, в результате проведенной математической обработки данных эколого-географического анализа карабидофауны, в Крыму предложено выделить 4 группы регионов: равнинную (Керченский полуостров, Центральная равнинная часть, Присивашье), горную (Предгорье, Горно-лесной пояс, Яйла), промежуточную (Тарханкутский полуостров) и южнобережную (Южный берег Крыма).

ЛИТЕРАТУРА

Вайнштейн Б. А. О некоторых методах оценки сходства биоценозов.— Зоол. журн., 1967, **46**, вып. 7, с. 981—986.

Мальцев И. В., Петрусенко А. А., Петрусенко С. В. К изучению жужелиц крымской Яйлы.— Вестн. зоол., 1971, № 5, с. 25—29.

Петрусенко А. А. К истории формирования карабидофауны равнинной Украины. В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого, вып. 8, К., «Наук. думка», 1975, с. 79—87.

Петрусенко А. А., Петрусенко С. В. Средиземноморские элементы в фауне жужелиц (Carabidae) Украины.— Вестн. зоол., 1968, № 6, с. 47—52.

Петрусенко С. В. Жужелици агроценозів степової та передгірської частини Криму.— Матер. конфер. молодих вчених біол. ф-ту КДУ, К., вид-во КДУ, 1966, с 76—78.

Петрусенко С. В. До вивчення жужелиць Керченського півострова Кримської області.— Вісн. Київ. ун-ту, 1967, № 9, сер. біол., с. 147—149.

Петрусенко С. В. Жужелицы Крыма. Автореф. канд. дисс., К., 1972, 24 с.
Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М., изд-во МГУ, 1969, 197 с.
Czekanowski J. Zarys metod statystycznych. Warszawa, 1913, s. 1—123.
Jaccard P. The distribution of the flora in the alpine zone.— New. Phytol., 1912, Nr. 11, p. 37—50.
Koch L. F. Index of biotal dispersity.— Ecology, 1957, Nr. 38, p. 145—148.
Sørensen T. A. method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content.— K. danske vidensk Selsk., 1948, vol. 5, Nr. 4, p. 1—34.

Институт зоологии АН УССР,
Киевский университет

Поступила в редакцию
28.V 1975 г.

O. A. Mikhalevich, A. A. Petrusenko, S. V. Petrusenko

AN EXPERIMENT OF APPLYING THE METHOD OF TAXONOMIC ANALYSIS FOR ZOOGEOGRAPHICAL RESEARCHES (AS EXEMPLIFIED BY CARABIDAE BEETLES)

Summary

Entomogeographic division of the Crimea is tested using the method of taxonomic analysis of E. S. Smirnov. The similarity and difference between some regions are found. Four groups of the regions are distinguished: plain, mountain, intermediate and south-coastal. The Jajla area is the most peculiar among the Crimean regions. Biogeographic nomenclature of the considered territory is regulated.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR;
Kiev State University